

RÉPONSES D'UNE CÉRAMIACÉE EURYHALINE,  
L'*AGLAOTHAMNION CHADEFAUDII* nov. sp.,  
(RHODOPHYCÉES, CÉRAMIALES)  
aux variations de la salinité du milieu,  
Dans les conditions naturelles et au laboratoire

M. Th. L'HARDY-HALOS\*

MOTS CLEFS : nouvelle espèce, Céramiacée, euryhalinité, cytologie, morphologie.

RÉSUMÉ. -- Immergé en permanence dans les estuaires, l'*Aglaothamnion chadefaudii* a été cultivé au laboratoire dans deux milieux de salinité différente : 28,6 ‰ et 1,05 ‰ de NaCl. Les variations morphologiques et cytologiques qui en résultent, les répercussions observées au niveau du métabolisme photosynthétique, et le problème de la variabilité intraspécifique liée à l'euryhalinité, font l'objet de la discussion.

SUMMARY. -- Continuously immersed in estuaries, *Aglaothamnion chadefaudii* grows in laboratory conditions, under high (28,6 ‰) and low (1,5 ‰) salinity. The resulting morphological and cytological variations, the effects observed on the photosynthetic metabolism, and the relation between intraspecific variability and euryhalinity, are discussed.

### INTRODUCTION

Les algues euryhalines pluricellulaires qui colonisent les estuaires ont fait l'objet de divers travaux cherchant à déterminer les facteurs responsables de leur répartition (BIEBL, 1952; HARTOG, 1967, 1968; RUSSELL et BOLTON, 1975; REED, 1980), les causes de leur variabilité morphologique (DANGEARD, 1957; BURROWS, 1959; ABBAS et GODWARD, 1963; COX et BOLD, 1966; MOSS et MARLAND, 1976; KANE et JONES, 1976; Mc LEAN et BENSON-EVANS, 1977; REED et RUSSEL, 1978), les caractéristiques de leur activité photosynthétique (LEGENDRE, 1921; FROMAGEOT, 1923; MATHIESON et BURNS, 1973; ZAVODNIK, 1973; KREMER, 1976; BRINKHUIS, 1977 a et b; BIRD et al., 1978; YARISH et al., 1979 a et b), et le rôle des métabolites

\* Laboratoire de Phycologie marine et de Morphogenèse CNRS, Faculté des Sciences, Route de Laval - 72017 Le Mans Cedex.

dans la régulation osmotique (EPPLEY et CYRUS, 1960; KAUSS, 1967 a et b, 1968, 1969, 1974, 1977; CRAIGIE, 1974; HELLEBUST, 1976; KREMER, 1979; KIRST, 1980).

Nous avons été conduite à nous intéresser au problème de l'euryhalinité à cause d'un *Aglaothamnion* d'estuaire toujours immergé, d'abord attribué à l'*Aglaothamnion roseum* (Roth) J. Feldmann (HARVEY, 1846-1851; HALOS, 1964) mais qui doit constituer en fait une espèce distincte pour laquelle nous proposons le nom de *A. chadefaudii* nov. sp.<sup>†</sup> (fig. 8 à 12). HARVEY (1846-1851) s'interrogeait déjà sur les limites du *Callithamnion roseum* Roth.

Notre décision de réserver le nom spécifique *roseum* aux seules populations médiolittorales présente un double avantage : 1) elle permet d'éviter qu'un modèle expérimental nouveau et intéressant apparaisse finalement comme un amalgame d'espèces; 2) elle ouvre de nouvelles perspectives de recherche sur l'isolement génétique de deux taxons.

L'*A. chadefaudii* tolère à basse mer un milieu très saumâtre et peut survivre *in vitro*, pendant des années, dans un milieu de salinité inférieure à 2 ‰. Pour cette raison, nous l'avons proposé dans le cadre d'un travail physiologique interdisciplinaire, ayant pour but d'analyser les étapes du métabolisme photosynthétique et de déceler les variations de celui-ci en fonction de la salinité du milieu (COUDRET et al., 1983; FERRON et al., 1983).

Le présent travail est une analyse des caractères morphologiques, cytologiques et écologiques, mis en évidence par les observations sur le terrain et les expériences menées au laboratoire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations sur le terrain concernent trois populations estuariennes (carte), suivies depuis plus de dix ans dans la Baie de Morlaix (Bretagne, Finistère).

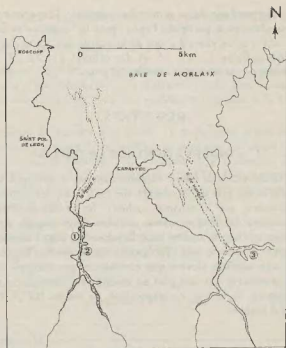
Des gamétophytes et des tétrasporophytes provenant de ces populations sont cultivés *in vitro* dans un milieu S à 28 ‰ de NaCl, et un milieu NS à

1. Dédicée au Professeur M. CHADEFAUD, en reconnaissance de son intérêt pour les Algues et de sa bienveillante attention à l'égard de mes travaux sur la morphogenèse des Cérámia-cées. La comparaison de l'*A. chadefaudii* avec l'*A. roseum* fera l'objet de travaux ultérieurs.

Diagnose de l'*A. chadefaudii* :

*Thallus, qui A. roseum clarus ruber est et corymbam formam habet, rubro purpureus et pyramidalis est. Prope apex divergentia ramorum 1/3 contra 1/4 A. roseum est. Cellulae, quae base sunt, breves sunt et plus aut minus dollolam formam habent; plati sinuosum marginem habent. Crasso pariete tertiasporocysti eandem staturam sed minores tetrasporas quam A. roseum habent (70-80 µm pro 100-110 µm). Masculi et femini apparatus similes A. roseum sunt sed carposporae minores sunt (10-25(30) µm pro 25-40(50) µm). A. chadefaudii semper in estuariis immergit, cum A. roseum medio litore viveat et plus aut minus ditu, cum mare descendit, se emergat.*

Isotype R 3400. Baie de Morlaix, France, le 23 Août 1979, M.-Th. L'HARDY-HALOS legit in Herb. Crypt. Mus. Paris.



Carte de la Baie de Morlaix et emplacement des trois populations d'*Aglaothamnion chadefaudii* étudiées : (1) Kerlaudy, (2) Kervor, (3) Dourduff

1,05 ‰ de NaCl. Ces deux milieux sont préparés à partir d'eau de mer et d'eau saumâtre prélevées respectivement sur le littoral et dans l'estuaire, puis filtrées, stérilisées et enrichies selon la méthode de VON STOSCH modifiée (L'HARDY-HALOS, 1970). L'eau saumâtre est prélevée à la limite supérieure du peuplement d'*A. chadefaudii*, en période hivernale et à basse mer, c'est-à-dire au moment et à l'endroit où les thalles sont soumis dans la nature au degré de salinité le plus faible.

Menés à bien dans le milieu S, les croisements *in vitro* concernent des gamétophytes mâles et femelles appartenant à la même population ou à des populations différentes. Les manipulations expérimentales consistent à isoler des plantules gamétophytiques issues de la germination de tétraspores, bien avant la différenciation de leurs organes reproducteurs, puis à les rapprocher deux à deux après contrôle rigoureux de la diécie. Seuls les gamétophytes unisexués sont utilisés au cours du présent travail. Le milieu est renouvelé tous les mois pour ce type d'expérience.

Un gamétophyte mâle provenant de la population 3 (voir carte) et cloné pendant deux ans ou quatre ans dans les milieux S et NS, a servi aux mesures de croissance. Sur les thalles ainsi obtenus, des cladomes latéraux de même ordre et approximativement de même taille, sont isolés, mesurés aussitôt, puis

tous les 20 jours pendant deux mois. Au terme de l'expérience, les cellules axiales sont numérotées à partir de l'apex, puis la longueur et la largeur sont mesurées sur neuf d'entre elles; il s'agit de la cellule apicale et des deux cellules sous-apicales, des cellules 11, 12, 13, et des cellules 21, 22, 23. Pour ce type d'expérience le milieu est renouvelé tous les 20 jours.

## RÉSULTATS

### I. — OBSERVATIONS SUR LE TERRAIN

*L'A. chadefaudii* vit de la même manière dans les trois populations étudiées (voir carte). Fixés en aval de déversoirs sur les *Fucus*, les *Enteromorpha*, les *Ulva*, ou directement sur le substrat rocheux, les thalles demeurent toujours immergés. Au cours de chaque marée, ils sont donc baignés alternativement par l'eau de mer et l'eau saumâtre dont la salinité la plus basse est atteinte en hiver, aux marées de morte eau (Tableau I). En revanche, les thalles ne sont jamais soumis aux salinités élevées que connaissent par exemple les flaques du littoral. Ils ne remontent pas non plus en amont des déversoirs et ne colonisent pas, dans la nature, le niveau correspondant au milieu NS (1,05 ‰) utilisé en continu au laboratoire.

Heure de prélèvement	Méthode de mesure	Température		Salinité	
		air	eau	station 1	station 3
Basse mer	(1)	10°58	10°55	30,72 ‰	/
2 heures après la basse mer	(2)	10°55	10°89	/	2,77 ‰
1 heure après la haute mer	(2)	/	10°62	/	28,75 ‰
2 heures après la haute mer	(1)	10°58	10°62	34,07 ‰	/

Tab. I. — Quelques relevés des variations de la salinité selon le niveau de la marée dans deux déversoirs étudiés (extrait de HALOS, 1964). Les prélèvements d'eau ont été effectués en surface le 2 septembre 1963; les mesures de chloruration par la méthode de Knudsen (1) et la méthode de Mohr (2) sont dues à l'amabilité de M. Gueguen (ISTPM, Roscoff).

Un certain dimorphisme existe, au sein d'une même population, entre les thalles situés à l'abri des remous et ceux qu'agitent les écoulements torrentiels; les seconds sont généralement plus touffus, plus vigoureux, plus colorés, et leurs ramifications ont un aspect plus raide.

## II. — COMPORTEMENT AU LABORATOIRE

## 1. - Reproduction dans les milieux S et NS

Dans le milieu NS, bien que les organes reproducteurs parviennent à se former, le cycle n'a pas été obtenu (cf. Matériel et Méthodes). Les tétraspores ne survivent pas dans ce milieu qui fait également obstacle à la fécondation des carpogones.

Dans le milieu S, quelles que soient la population d'origine, la saison de récolte, les caractéristiques de la localité (mode battu ou abrité) tous les croisements intra- et interpopulations ont conduit à la réalisation du cycle sexué normal. De type trigénétique à deux générations libres isomorphes, il comporte l'alternance à l'infini de carposporophytes, de tétrasporophytes, et de gamétophytes (Tableau II; fig. 13).

Le contrôle rigoureux de la diécie, nous a permis de constater l'existence de quelques thalles monoïques (gamétophytes mâles producteurs de rameaux carpongiaux) qui ne sont pas pris en compte dans le présent travail.

	population 1 ♀	population 2 ♀	population 3 ♀	
			mode battu	mode abrité
population 1 ♂	+	*	*	*
population 2 ♂	+	+	+	+
population 3 ♂	mode battu	*	+	+
	mode abrité	+	++	++

Tab. II. — Croisements réalisés au laboratoire, dans le milieu S, entre les trois populations étudiées. Ce tableau est le résumé d'expériences effectuées de 1973 à 1980, tous les résultats ont été contrôlés au moins une fois, et le plus souvent trois fois. + croisements réussis; ++ croisements réussis entre gamétophytes issus d'une récolte estivale (♀ Août 1979) et d'une récolte hivernale (♂ Février 1980); \* croisements non effectués.

## 2 - Caractères morphologiques des thalles dans les milieux S et NS

D'un milieu à l'autre, la morphologie des thalles est très différente et les expériences menées à partir du gamétophyte mâle cloné pendant deux ans au laboratoire montrent que :

— La croissance végétative est médiocre dans le milieu NS, et excellente dans le milieu S, quelle que soit la taille moyenne des thalles au début de l'expérience (tableau III).

— Dans le milieu NS il se forme peu de rhizoïdes à la base des cladomes isolés, et les régénérations cellulaires s'effectuent difficilement. Dans le milieu

		LONGUEUR DES CLADOMES EN $\mu\text{m}$			
		1er jour	20 <sup>e</sup> jour	40 <sup>e</sup> jour	60 <sup>e</sup> jour
1 <sup>ère</sup> SERIE	NS n = 26	1 925, ± 248,04	2 115,38 ± 262,02	2 309,61 ± 280,57	2 626,92 ± 316,10
	S n = 17	2 826,47 ± 414,29	3 358,82 ± 786,36	4 229,41 ± 1 106,95	5 808,82 ± 1 214,26
2 <sup>ème</sup> SERIE	NS n = 35	880,27 ± 113,52	1 263,61 ± 149,40	1 358,57 ± 171,71	1 624,85 ± 212,07
	S n = 38	490,76 ± 45,02	1 957,09 ± 162,55	3 328,94 ± 432,49	4 669,73 ± 588,80

Tab. III. — Croissance comparée des cladomes latéraux isolés et cultivés 60 jours dans les milieux S (28,6 ‰) et NS (1,05 ‰). Les moyennes sont calculées sur un nombre n d'échantillons, et l'intervalle de confiance est calculé au seuil 5 %. Les deux séries diffèrent l'une de l'autre par la taille moyenne des échantillons mis en expérience.

Cellule n°	1	2	3	11	12	13	14	22	23	
S	n	14	11	11	17	11	11	10	10	
	L	17,15 ± 0,16	14,65 ± 0,01	13,31 ± 1,10	11,63 ± 1,39	10,53 ± 10,05	106,00 ± 9,71	112,62 ± 11,48	176,36 ± 111,16	168,8 ± 111,11
	l	8,14 ± 0,36	10,41 ± 0,33	10,94 ± 0,66	11,69 ± 0,51	11,08 ± 1,60	16,61 ± 1,11	15,16 ± 2,41	16,47 ± 2,17	17,73 ± 1,11
	n	10	10	10	12	12	12	15	11	
	L	23,23 ± 2,05	16,4 ± 1,90	20,13 ± 1,11	16,63 ± 0,63	11,63 ± 4,65	16,57 ± 4,61	11,7 ± 7,11	19,56 ± 6,11	16,16 ± 4,05
	l	12,20 ± 1,07	11,66 ± 1,11	11,03 ± 1,11	10,11 ± 1,61	11,37 ± 1,16	12,34 ± 2,00	10,72 ± 1,83	11,19 ± 2,56	11,05 ± 2,56
R	n	11	11	11	11	11	11	11	11	
	L	11,06 ± 1,01	16,04 ± 0,79	19,74 ± 1,10	11,56 ± 0,08	12,85 ± 9,91	19,61 ± 1,59	101,11 ± 14,16	101,76 ± 16,90	104,15 ± 14,11
	l	14,71 ± 0,91	15,65 ± 0,76	10,00 ± 0,55	10,08 ± 1,96	10,21 ± 1,13	10,01 ± 1,90	41,41 ± 2,18	41,71 ± 1,98	41,19 ± 1,91

Tab. IV. — Longueur (L) et largeur (l) des cellules axiales des cladomes gamétophytiques isolés et après 2 mois de culture dans les milieux S et NS; comparaison avec les mêmes cellules du même thalle gamétophytique mesurées au moment de la récolte (R). Les mesures exprimées en  $\mu\text{m}$  correspondent à la moyenne sur n échantillons, et les intervalles de confiance sont calculés au seuil 5 %. 1 : cellule apicale; 2, 3 : 1e, 2e cellule sous-apicale; 11, 12, 13 : 11e, 12e, 13e cellule axiale; 21, 22, 23 : 21e, 22e, 23e cellule axiale.

S au contraire, les rhizoïdes sont nombreux, et les régénérations cellulaires rapides.

— Dans le milieu NS, les initiales apicales et les cellules sous-apicales sont significativement plus longues et plus larges que dans le milieu S, ce qui indique soit une plus faible activité segmentogène soit un allongement plus rapide des cellules apicales dans le milieu NS. Le fait que le rythme des divisions apicales diffère peu d'un milieu à l'autre (environ 0,2 cellule par jour au moment de l'expérience) est favorable à la seconde hypothèse. Si le milieu NS accélère l'allongement des cellules jeunes, il se révèle en revanche défavorable à l'allongement des cellules plus âgées (moyennes et basales) qui demeurent trois fois plus courtes que dans le milieu S (Tableau IV, diagramme). La comparaison de ces mesures avec celles obtenues au moment de la récolte fera l'objet de commentaires dans la discussion.

— Dans le milieu NS, les cellules s'entourent d'une paroi plus épaisse que dans le milieu S, et renferment des plastes plus larges et plus courts. Les thalles maintenus deux ans dans le milieu NS sont appauvris en amidon floridéen, alors que les plantes cultivées dans le milieu S pendant le même temps en renferment en abondance (COUDRET et al., 1983, fig. 3 à 6), tout comme les individus fraîchement récoltés.

— Les observations et mesures effectuées sur des thalles clônés pendant quatre ans conduisent aux mêmes remarques auxquelles s'ajoute celle-ci : après un long séjour dans le milieu NS, les cellules moyennes et basales tendent à s'élargir, et deviennent significativement plus larges que dans le milieu S (Tableau V; fig. 1 à 7).

Cellule n°											
Temps culture		1	2	3	11	12	13	21	22	23	
S	2 ans	9,76	10,41	10,94	21,89	22,88	24,63	35,78	36,47	37,23	
	4 ans	10,69	11,15	12,53	19,75	20,28	21,49	36,81	36,54	36,63	
NS	2 ans	12,20	12,46	13,03	20,93	22,37	22,34	30,72	31,28	31,08	
	4 ans	13	13,37	13,75	27,75*	28,16*	28,27*	39,66*	41,44*	41,44*	

Tab. V. — Comparaison des moyennes des largeurs cellulaires observées à trois niveaux (zone apicale, zone moyenne et zone basale) sur des thalles cultivés deux ans et quatre ans dans les milieux S et NS (voir aussi le tableau IV).

## DISCUSSION-CONCLUSION

En négligeant les apports d'origine terrigène dans l'eau saumâtre, on peut admettre que le milieu NS diffère du milieu S essentiellement par sa teneur

plus faible en ions  $\text{Na}^+$  et  $\text{Cl}^-$ . Or, on sait que les organismes marins et saumâtres manifestent à l'égard du  $\text{NaCl}$ , une grande souplesse physiologique (BRAARUD, 1951; PROVASOLI et al., 1957), et que certains d'entre eux tolèrent des variations importantes de la salinité auxquelles ils répondent par une adaptation morphologique et métabolique.

### I. — INFLUENCE DE LA SALINITÉ SUR L'EXTENSION DES POPULATIONS D'*A. CHADEFAUDII* VERS L'AMONT DES ESTUAIRES

Le degré de tolérance aux variations de la salinité dépend en fait de divers autres facteurs, tels que la température, l'amplitude des variations de la salinité elle-même, les potentialités inscrites au génôme des différentes races isolées au sein d'une même espèce (BIEBL, 1958; HARTOG, 1967; FRALICK et MATHIESON, 1975; WILKINSON, 1980). L'extension des espèces euryhalines dépend notamment de la capacité de ces espèces à se reproduire aux salinités extrêmes (KNAGGS, 1967; FRANCKE et TEN CATE, 1980).

L'écologie de l'*A. chadefaudii* peut être mieux comprise après l'analyse expérimentale de son comportement. Nous avons vu que le milieu NS, comparable dans sa composition à celui de l'amont des estuaires, permet la survie des thalles, mais non celle des spores. On peut rapprocher ce fait des résultats obtenus sur la résistance des cellules reproductrices et notamment des œufs de Fucales, aux variations de la salinité. Ainsi que l'a montré BURROWS (1964) ce n'est que trois heures après la fécondation que les œufs du *Fucus serratus* sont résistants à l'immersion dans l'eau douce, alors que ceux de *F. ceranoides* le sont dès la fécondation; ceci permet d'expliquer la progression dans les estuaires de la deuxième espèce. Or, après la fécondation, les œufs élaborent une paroi dont le fucoidane s'enrichit progressivement en sulfate (QUATRANO et CRAYTON, 1973) de sorte que l'hypothèse a été émise d'un rôle de ce sulfate dans le phénomène d'osmorégulation (KLOAREG, 1981).

De même chez les Rhodophycées, la paroi mucilagineuse et tenace (BONEY, 1981) qui se met en place autour des spores et des zygotes renferment des polysaccharides sulfurylés sous forme de galactane (CHAMBERLAIN et EVANS, 1973; PERCIVAL, 1978, 1979). Si le temps requis pour que les œufs et les spores deviennent résistants aux variations de la salinité coïncide effectivement avec le temps nécessaire à l'acquisition d'une paroi sulfatée, et si le degré de résistance est en relation avec le taux de sulfates accumulés dans la paroi, la vitesse d'élaboration et la composition de celle-ci deviennent des facteurs écologiques importants.

L'incapacité de l'*A. chadefaudii* à se reproduire dans le milieu NS résulte sans aucun doute de l'agressivité de ce milieu à l'égard des spores nues. Dans le milieu naturel, les spores sont probablement émises pendant la marée montante, et leur viabilité laisse supposer qu'avant l'heure du reflux, qui les met au contact de l'eau saumâtre, elles ont élaboré une paroi résistante. En outre, certaines anomalies de la reproduction semblent favorisées par les conditions écologiques qui caractérisent l'amont des estuaires. Ainsi, sur les tétrasporophytes, le contenu des tétrasporocystes peut, au lieu de se différencier en tétra-



spores (fig. 10, 12) demeurer indivis et se comporter en initiales végétatives à l'origine de nouveaux axes (fig. 11); sur les gamétophytes femelles, de nombreux carpogones non fécondés dégénèrent, et les péricentrales correspondantes sont à l'origine d'axes cladomiens surnuméraires (cf. L'HARDY-HALOS, 1969, planche I, 1, sous le nom d'*A. roseum*).

Dans le milieu S utilisé en continu au laboratoire, la reproduction de l'*A. chadefaudii* est excellente et les anomalies décrites ci-dessus sont moins fréquentes. On peut donc suggérer que la localisation estuarienne de cette espèce est l'expression d'une tolérance plutôt que celle d'une exigence, à l'égard des variations de la salinité. Pour confirmer cette hypothèse, une étude expérimentale inspirée de celles menées sur d'autres espèces euryhalines (YARISH et EDWARDS, 1982) ou sténohalines (EDWARDS, 1977) serait nécessaire. Enfin, l'intérêt d'une analyse à la fois biologique et biochimique de la résistance des spores et des gamètes en milieux hypo- et hypertonique paraît évident.

## II. — INFLUENCE DE LA SALINITÉ SUR LA CROISSANCE DES THALLES ET LEURS CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Chez les Algues unicellulaires et notamment les Diatomées, plusieurs travaux concernent l'étude de la répercussion de la salinité du milieu sur le rythme des divisions cellulaires (EPPLEY et MACIAS, 1963; SMAYDA, 1969; IGNATIADIS et SMAYDA, 1970; GINSBURG et GINSBURG, 1981) et sur la morphologie des cellules (PAASCHE, 1975; HARGRAVES et GUILLARD, 1974; SCHULTZ, 1971). Ce ne sont pas les ions spécifiques qui sont mis en cause, mais plutôt la pression osmotique du milieu (GUILLARD et MYKLESTAD, 1970; PAASCHE et al., 1975).

Les algues pluricellulaires ont également fait l'objet de travaux mettant en évidence l'influence de la salinité sur la croissance et la morphologie. Chez deux Phéophycées, l'*Ectocarpus siliculosus* et le *Pylaiella littoralis*, le taux de croissance des thalles en fonction de la salinité varie selon les caractéristiques de l'habitat d'origine (RUSSEL, 1963; RUSSEL et BOLTON, 1975). Chez diverses Rhodophycées, les auteurs ont défini le taux de salinité favorable à la croissance optimale des thalles (BIRD et al., 1978; YARISH et al., 1979 b). OGATA et SCHRAMM (1971) ont montré qu'en milieu hypotonique les cellules du *Porphyra umbilicalis* sont plus petites et leur paroi est plus épaisse qu'en milieu sursalé ou de salinité normale.

Par sa structure de type cladomien uniaxial (CHADEFAUD, 1960; L'HARDY-HALOS, 1970), l'*A. chadefaudii* constitue un matériel favorable à l'analyse des caractères morphologiques et cytologiques en fonction des variations de la salinité. Chez l'*A. chadefaudii*, les effets du milieu hypotonique NS sont comparables à ceux observés par OGATA et SCHRAMM (loc. cit.) sur le *Porphyra umbilicalis* : la réduction du volume cellulaire résulte du blocage de l'allongement des cellules, non compensé par leur élargissement (pourtant augmenté) et s'accompagne d'un changement de forme des plastes. Le faible taux d'allongement des cellules coïncidant avec un épaississement sensible de leur paroi, on est en droit de se demander s'il n'existe pas une relation de cause à effet

entre ces deux phénomènes. Les cellules mesurées au moment de la récolte sont significativement plus larges que leurs homologues des thalles cultivés dans les milieux S et NS; ceci rejoint l'observation plus générale, valable aussi pour les espèces sténohalines, selon laquelle les cellules des thalles cultivés au laboratoire ont tendance à demeurer plus étroites (obs. inéd.). La longueur des cellules moyennes et basales au moment de la récolte est intermédiaire entre celles des mêmes cellules dans les milieux S et NS, ce qui semble confirmer l'influence antagoniste des deux milieux extrêmes sur l'allongement cellulaire. En revanche, les cellules apicales et sous-apicales ont la même longueur sur les thalles qui viennent d'être récoltés et sur ceux cultivés deux ou quatre ans dans le milieu NS; malgré l'absence de données sur le rythme des divisions cellulaires dans la nature, cette observation suggère à nouveau l'influence stimulatrice du milieu saumâtre sur l'allongement des cellules jeunes.

La plasticité morphologique de *A. chadefaudii* en fonction des caractéristiques du milieu, pose naturellement le problème de ses relations avec *A. roseum* dont il se rapproche lorsqu'il est cultivé dans le milieu S. Il est intéressant de noter que, parmi les caractères de distinction de ces deux espèces (voir diagnose provisoire) il en est qui peuvent résulter des conditions écologiques différentes, à en juger par les résultats expérimentaux. Il en est ainsi de la taille des spores (plus faibles chez *A. chadefaudii*) et de l'épaisseur de la paroi des sporocystes (plus importante chez *A. chadefaudii*). Il reste finalement à déterminer si nous sommes en présence d'un même génotype adapté à des conditions physiologiques différentes, ou bien de deux écotypes dont les gammes de tolérance aux variations de la salinité ne sont pas identiques (YARISH et al., 1979 b). La réussite d'une partie des croisements interspécifiques est défavorable à la première hypothèse; la croissance comparée des deux espèces dans les milieux S et NS (obs. inéd.) milite en faveur de la seconde.

### III. — REMARQUES A PROPOS DU TAUX DE CROISSANCE, DE L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE, ET DES RELATIONS ENTRE CES DEUX PHÉNOMÈNES

En rapprochant les résultats exposés ici de ceux que nous avons obtenus en étudiant les voies d'assimilation du carbone dans les milieux S et NS (COURTET et al., 1983; FERRON et al., 1983), quelques remarques sont possibles.

1) En milieu saumâtre, où la voie du glycolate est bloquée au niveau de la glycine, et où le  $14\text{C}$  s'accumule dans l'alanine et les dérivés du cycle de Krebs, (glutamate, malate, aspartate), ces substances pourraient servir à maintenir un certain taux de croissance, puisque beaucoup d'algues d'eau douce utilisent la glycine et l'acide glutamique comme sources de carbone (HUTNER et PROVASOLI, 1951).

2) Le fait que le milieu NS bloque la synthèse du floridoside n'est peut-être pas sans relation avec l'appauvrissement en amidon floridéen (polysaccharide de réserve) des thalles maintenus en survie dans ce milieu. Le renouvellement des réserves est pourtant assuré, mais plus lentement sans doute que dans le milieu S.

3) D'après OGATA et MATSUI (1965) les variations du rendement photosynthétique en fonction de la salinité sont dues en réalité aux variations correspondantes du pH, de la teneur en  $\text{CO}_2$  et de la nutrition. Au cours de nos expériences, il semble que seule la teneur en  $\text{CO}_2$  est alors impliquée. L'enrichissement des milieux S et NS est en effet strictement identique, et si le pH du milieu NS est instable<sup>2</sup>, la fréquence des repiquages s'oppose aux variations importantes de ce facteur.

4) En comparant le taux de croissance et l'activité photosynthétique des thalles de *Porphyra umbilicalis* cultivés en conditions hypotoniques, OGATA et SCHRAMM (1971) montrent que ces deux phénomènes n'évoluent pas dans le même sens. D'autre part, les thalles soumis à une émergence journalière ont une activité photosynthétique élevée, mais un taux de croissance faible, alors que l'inverse se produit dans les thalles maintenus en immersion continue. Ainsi, les substances énergétiques élaborées au cours de la photosynthèse servent à d'autres fins que la croissance, et on sait que leur intervention dans le phénomène d'osmo-régulation (KAUSS, 1968, 1969) limite, en conditions hypertoniques, l'énergie disponible pour la croissance (BROWN, 1982). Chez l'*A. chadefaudii*, nous avons vu (COUDRET et al., 1983) que les thalles en survie dans le milieu NS manifestent une activité photosynthétique d'abord accrue, puis rapidement bloquée, et ont un rendement photosynthétique (accumulation de floridoside, composé énergétique final du cycle de Calvin) inférieur à celui des thalles cultivés dans le milieu S).

En définitive, l'euryhalinité des Algues apparaît comme un phénomène complexe qui nécessite des approches diversifiées; c'est la raison pour laquelle nous avons ébauché une telle entreprise sur un modèle expérimental bien caractérisé morphologiquement et écologiquement, à la fois sur le terrain et au laboratoire.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions vivement R. Delépine (équipe de Biogéographie et d'écologie benthiques, Paris VI) de ses remarques constructives, ainsi que les membres du Comité de lecture de leurs suggestions. Notre reconnaissance s'adresse aussi à Madame E. Pradier pour son aide technique très appréciée.

2. Des cultures de contrôle non renouvelées pendant deux mois, ont permis de constater que le pH du milieu S n'a pas varié, tandis que dans le même temps celui du milieu NS est descendu de 7,8 à 6.

## BIBLIOGRAPHIE

- ABBAS, A. et GODWARD, M.B.E., 1963 — Effects of experimental culture in *Stigeoclonium*. *Br. phycol. Bull.* 4 : 281-282.
- BLEBL, R., 1952 — Ecological and non environmental constitutional resistance of the protoplasm of marine algae. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 31 : 307-315.
- BIEBL, R., 1958 — Temperatur und osmotische Resistenz von Meeresalgen der bretonischen Küste. *Protoplasma* 50 : 217-242.
- BIRD, N.L., CHEN, L.C.M. et McLACHLAN, J., 1978 — Effects of temperature, light and salinity on growth in culture of *Chondrus crispus*, *Furcellaria lumbricalis*, *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta) and *Fucus serratus* (Fucales, Phaeophyta). *Bot. Mar.* 22 : 521-527.
- BONEY, A.D., 1981 — Mucilage : the ubiquitous algae attribute. *Br. phycol. J.* 16 : 115-132.
- BRAARUD, T., 1951 — Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. *Physiologia Pl.* 4 : 28-34.
- BRINKHUIS, B.H., 1977 a — Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. I. *Ascophyllum nodosum* ead *scorpioides*. *Mar. Biol.* 44 : 165-175.
- BRINKHUIS, B.H., 1977 b — Seasonal variations in salt-marsh macroalgae photosynthesis. II. *Fucus vesiculosus* and *Ulva lactuca*. *Mar. Biol.* 44 : 177-186.
- BROWN, L.M., 1982 — Photosynthetic and growth responses to salinity in a marine isolate of *Nannochloris bacillaris* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 18 : 483-488.
- BURROWS, E.M., 1959 — Growth, form and environment in *Enteromorpha*. *J. Limn. Soc. Bot.* 56 : 204-206.
- BURROWS, E.M., 1964 — Ecological experiments with species of *Fucus*. *Proc. 4e Int. Seaweed Symp.* 1961 : 166-170.
- CHADEFAUD, M., 1960 — *Traité de Botanique. I. Les végétaux non vasculaires.* Masson et Cie, Ed., Paris, 1-1016.
- CHAMBERLAIN, A.M.L. et EVANS, L.V., 1973 — Aspects of spore production in the red alga *Ceramium*. *Protoplasma* 76 : 139-159.
- COUDRET, A., FERRON, F., et L'HARDY-HALOS, M.-Th., 1983 — Effects of salinity on growth and photosynthetic metabolism of *Aglaothamnion chadefaudi* L'Hardy-Halos (Rhodophyceae, Ceramiales). *Photosynthetica* 17 : 43-50.
- COX, E.R. et BOLD, H.C., 1966 — Taxonomic investigations of the genus *Stigeoclonium*. *Phycol. Stud.* 7 : 7-167.
- CRAIGIE, J.S., 1974 — Storage products. In : *Algae physiology and biochemistry* (W.D.P. Stewart ed.) Blackwell Scient. Publ., Oxford : 206-235.
- DANGEARD, P., 1957 — Faculté de régénération et multiplication végétative chez les Entéromorphes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 244 : 2454-2457.
- EDWARDS, P., 1977 — An investigation of the vertical distribution of selected benthic marine algae with a tide-simulating apparatus. *J. Phycol.* 13 : 62-68.
- EPPLEY, R.W. et CYRUS, C.C., 1960 — Cation regulation and survival of the red alga *Porphyra perforata* in diluted and concentrated sea water. *Biol. Bull.* 118 : 55-65.
- EPPLEY, R.W. et MACIAS, R.F.M., 1963 — Temperature relationships in the growth of *Dunaliella tertiolecta* and its dependence upon salt concentration. *Amer. J. Bot.* 50 : 629.
- FERRON, F., COUDRET, A. et L'HARDY-HALOS, M.Th., 1983 — Chlorure de sodium

- et voic du glycolate chez l'*Aglaothamnion chadefaudii* L'Hardy-Halos. *Photosynthetic*, sous presse.
- FRALICK, R.A. et MATHIESON, A.C., 1975 — Physiological ecology of four *Polysiphonia* species (Rhodophyta, Ceramiales). *Mar. Biol.* 29 : 29-36.
- FRANCKE, J.A. et TEN CATE, H.J., 1980 — Ecotypic differentiation in response to nutritional factors in the algal genus *Stigeoclonium* Kütz. (Chlorophyceae). *Br. phycol. J.* 15 : 343-355.
- FROMAGEOT, D., 1923 — Influence de la concentration en sels de l'eau de mer sur l'assimilation des algues vertes. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 177 : 779-780.
- GINSBURG, M. et GINSBURG, B.Z., 1981 — Interrelationships of light, temperature, sodium chloride and carbone source in growth of halotolerant and halophilic strains of *Dunaliella*. *Br. phycol. J.* 16 : 313-324.
- GUILLARD, R.R.L. et MYKLESTAD, S., 1970 — Osmotic and ionic requirements of the marine centric diatom *Cyclotella nana*. *Helgolander wiss. Meeresunters* 20 : 104-110.
- HALOS, M. Th., 1964 — Étude morphologique et systématique de quelques Cérarniacées de la Manche. Thèse de 3e Cycle, Fac. Sc. Paris, 1-119.
- HARGRAVES, P.E. et GUILLARD, R.L., 1974 — Structural and physiological observations on some small marine diatoms. *Phycologia* 13 : 163-172.
- HARTOG, C. den, 1967 — Brackish water as an environment for algae. *Blumea* 15 : 31-43.
- HARTOG, C. den, 1968 — The littoral environment of rocky shores as a border between the sea and the land and between the sea and the fresh water. *Blumea* 16 : 375-393.
- HARVEY, W.H., 1846-1851 — *Phycologia britannica*. 4 vol., London.
- HELLEBUST, J.A., 1976 — Osmoregulation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 27 : 485-505.
- HUTNER, S.H. et PROVASOLI, L., 1951 — The Phytoflagellates. In : *Biochemistry and Physiology of Protozoa* (A. Lwoff ed.). Academic Press, N. Y.
- IGNATIADIS, L. et SMAYDA, T.J., 1970 — Autoecological studies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon. I. The influence of light, temperature and salinity. *J. Phycol.* 6 : 332-339.
- KANE, D.F. et JONES, G., 1976 — The effects of secondary sewage effluent on the germination and subsequent growth of *Enteromorpha* sp. zoospores. *Br. Phycol. J.* 11 : 196.
- KAUSS, H., 1967 a — Isofloridosid und Osmoregulation bei *Ochromonas malhamensis*. *Z. Pflanzenphysiol.* 56 : 453-465.
- KAUSS, H., 1967 b — Metabolism of isofloridoside (O- $\alpha$ -D-galactopyranosyl-(1  $\rightarrow$  1)-glycerol) and osmotic balance in the freshwater alga *Ochromonas*. *Nature* 214 : 1129-1130.
- KAUSS, H., 1968 —  $\alpha$ -Galaktosylglyzeride und osmoregulation in Rotalgen. *Z. Pflanzenphysiol.* 58 : 428-433.
- KAUSS, H., 1969 — Osmoregulation mit  $\alpha$ -Galaktosylglyzeriden bei *Ochromonas* und Rotalgen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 83 : 115-125.
- KAUSS, H., 1974 — Osmoregulation in *Ochromonas*. In : *Membranes transport in plants* (U. Zimmermann et J. Dainty ed.), 90-94.
- KAUSS, H., 1977 — Biochemistry of osmotic regulation. In : *International review of Biochemistry* (D.H. Northcote ed.) II, 13 : 119-140.
- KIRST, G.O., 1980 —  $^{14}$ C $_2$ -fixation in *Valonia utricularis* subjected to osmotic stress. *Plant Science Letters*, 18 : 155-160.
- KLOAREG, B., 1981 — Structure et rôle écophysio-logique des parois des algues littorales : contribution à la résistance aux variations de salinité. *Physiol. vég.* 19 : 427-441.

- KNAGGS, F.W., 1967 — A review of the world distribution and ecology of *Rhodochorton purpureum* (Lightf.) Rosenvinge. *Nova Hedwigia* 14 : 549-570.
- KREMER, B.P., 1976 — Assimilate pattern and kinetics of photosynthetic  $^{14}\text{CO}_2$  assimilation of the marine red alga, *Bostrychia scorpioides*. *Planta* 129 : 63-67.
- KREMER, B.P., 1979 — Photoassimilatory products and osmoregulation in marine Rhodophyceae. *Z. Pflanzenphysiol.*, 93 : 139-147.
- LEGENDRE, R., 1921 — Influence de la salinité de l'eau de mer sur l'assimilation chlorophyllienne des Algues. *C. R. Séanc. Soc. Biol.* 85 : 222-224.
- L'HARDY-HALOS, M. Th., 1969 — La morphogénèse chez les Ceramiaceae : Organisation hiérarchique de la fronde. *Soc. bot. Fr., Mém.* 1968, 115 : 142-148.
- L'HARDY-HALOS, M. Th., 1970 — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Cérámiales) et leur morphogénèse. I. Structure de l'appareil végétatif et des organes reproducteurs. *Rev. gén. Bot.* 77 : 211-287.
- McLEAN, R.O. et BENSON-EVANS, K., 1977 — Water chemistry and growth form variations in *Stigeoclonium tenue* Kütz. *Br. phycol. J.*, 12 : 83-88.
- MATHIESON, A.C. et BURNS, R.L., 1971 — Ecological studies of economic red algae. I. Photosynthesis and respiration of *Chondrus crispus* Stackhouse and *Gigartina stellata* (Stackhouse) Batters. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 7 : 197-206.
- MOSS, B. et MARSLAND, A., 1976 — Regeneration of *Enteromorpha*. *Br. phycol. J.*, 11 : 309-313.
- OGATA, E. et MATSUI, T., 1965 — Photosynthesis in several marine plants of Japan as affected by salinity, drying and pH, with attention to their growth habitats. *Bot. Mar.*, 8 : 199-217.
- OGATA, E. et SCHRAMM, W., 1971 — Some observations on the influence of salinity on growth and photosynthesis in *Porphyra umbilicalis*. *Mar. Biol.* 10 : 70-76.
- PAASCHE, E., 1975 — The influence of salinity on the growth of some plankton diatoms from brackish water. *Norw. J. Bot.*, 22 : 209-215.
- PAASCHE, E., JOHANSSON, S. et EVENSEN, D.L., 1975 — An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. *Phycologia*, 14 : 205-211.
- PERCIVAL, E., 1978 — Sulphated polysaccharides of the Rhodophyceae. In : Carbohydrate Sulphates (G. Richard ed.), 213-224.
- PERCIVAL, E., 1979 — The polysaccharides of green, red and brown seaweeds : their basic structure, biosynthesis and function. *Br. phycol. J.* 14 : 103-117.
- PROVASOLI, L., McLAUGHLIN, J.J.A. et DROOP, M.R., 1957 — The development of artificial media for marine algae. *Archiv für Mikrobiologie*, 25 : 392-428.
- QUATRANO, R.S. et CRAYTON, M.A., 1973 — Sulfation of fucoidan in *Fucus* embryos. I. Possible role in localisation. *Dev. Biol.* 30 : 29-41.
- REED, R.H., 1980 — On the conspecificity of marine and freshwater *Bangia* in Britain. *Br. phycol. J.*, 15 : 411-416.
- REED, R.H. et RUSSEL, G., 1978 — Salinity fluctuations and their influence on «bottle brush» morphogenesis in *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link. *Br. phycol. J.*, 13 : 149-153.
- RUSSEL, G., 1963 — A study in populations of *Pylaiella littoralis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43 : 469-483.
- RUSSELL, G. et BOLTON, J.J., 1975 — Euryhaline ecotypes of *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 3 : 91-94.

- SCHULTZ, M.E., 1971 — Salinity-related polymorphism in the brackish-water diatom *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* 49 : 1285-1289.
- SMAYDA, T.J., 1969 — Experimental observations on the influence of temperature, light and salinity on cell division of the marine diatom *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *J. Phycol.*, 5 : 150-157.
- STOSCH, H.A.v., 1964 — Wirkungen von Jod und Arsenit auf Meeresalgen in Kultur. *4th Int. Seaweed Symp., Proc.* 142-150.
- WILKINSON, M., 1980 — Estuarine benthic algae and their environment : a review. In : «The shore environment, vol. 2 : Ecosystems» (J.H. Price, D.E.G. Irvine et W.F. Farnham ed.) : 425-486.
- YARISH, C. et EDWARDS, P., 1982 — A field and cultural investigation of the horizontal and seasonal distribution of estuarine red algae of New Jersey. *Phycologia*, 21 : 112-124.
- YARISH, C., EDWARDS, P. et CASEY, S., 1979 a — Acclimation responses to salinity of three estuarine red algae from New Jersey. *Mar. Biol.* 51 : 289-294.
- YARISH, C., EDWARDS, P. et CASEY, S., 1979 b — A culture study of salinity responses in ecotypes of two estuarine red algae. *J. Phycol.*, 15 : 341-346.
- ZAVODNIK, N., 1973 — Seasonal variations in rate of photosynthetic activity and chemical composition of the littoral seaweeds common to North Adriatic. Part I. *Fucus vesiculosus* (Don) J. Ag. *Bot. Mar.*, 16 : 155-165.



Fig. 1 à 4 : *Aglaothamnion chadefaudii*. Différents aspects d'un gamétophyte mâle cloné et cultivé pendant quatre ans dans le milieu S. Les échelles représentent 100  $\mu$ m.



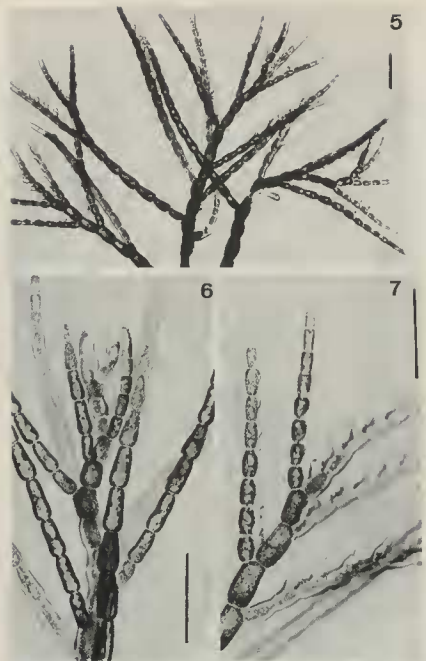


Fig. 5 à 7. *Aglaothamnion chadefaudii*. Différents aspects d'un gamétophyte mâle cloné et cultivé pendant quatre ans dans le milieu NS. Les échelles représentent 100  $\mu\text{m}$ .



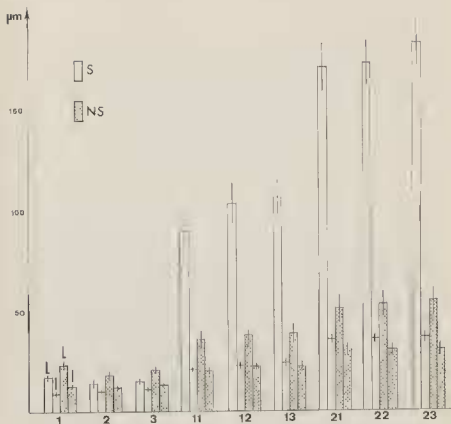


Diagramme 1 — Représentation graphique des moyennes des longueurs et largeurs cellulaires (respectivement L et l) observées sur les thalles maintenus deux ans dans les milieux S et NS (voir aussi le tableau IV).

Fig. 8 à 13. — Fig. 8 : *Aglaothamnion roseum*; aspect général d'un tétrasporophyte peu après sa récolte sur un substrat rocheux vertical du médiolittoral moyen. — Fig. 9 à 13 : *Aglaothamnion chadefaudii*. Fig. 9 : aspect général d'un tétrasporophyte peu après sa récolte (population 3). Fig. 10 : tétrasporocystes observés après fixation par le formol à 5 % (population 3). Fig. 11 : tétrasporocystes indivis (flèches) donnant naissance à des axes végétatifs; observation faite peu de temps après la récolte (population 3). Fig. 12 : détail du tétrasporophyte de la fig. 9. Fig. 13 : gamétophyte femelle obtenu en culture à partir d'un tétrasporophyte de la population 3 (celui de la fig. 10), et fécondé par un gamétophyte mâle obtenu en culture à partir d'un tétrasporophyte de la population 2. Les échelles représentent 100  $\mu\text{m}$ .